
DE ROL VAN HET PLANKTON IN MARIENE ECOSYSTEMEN.

N. DARO

I. Wat is plankton?

Plankton is een verzamelnaam voor aquatische organismen die niet in staat zijn zich tegen stromingen in te verplaatsen, en dus worden meegevoerd met de heersende waterbeweging.

Het plankton wordt opgedeeld in twee grote categoriën: het plant-aardig plankton (fytoplankton), en het dierlijk plankton (zooplankton). In grootte variëren de meeste planktonorganismen tussen enkele micrometers en ongeveer 20 mm. Maar ook grote kwallen, behorend tot de Rhizostomeae worden als plankton beschouwd vanwege hun onvermogen om tegen de stroom in te zwemmen. Op basis van afmeting classificeert men het plankton in ultraplankton ($<5\ \mu$), nanoplankton (5-60 μ), microplankton (60-500 μ), mesoplankton (0,5-1 mm), macroplankton (1-10 mm) en megaloplankton ($>10\ \text{mm}$). Ten slotte wordt ook nog onderscheid gemaakt tussen het meroplankton, dat die organismen omvat die slechts een deel van hun leven als plankton doorbrengen (in hoofdzaak larven van bentische organismen) en het holoplankton, organismen die hun gehele leven tot het plankton behoren.

In de volgende paragrafen zullen wij de functies van het fytoplankton en het zooplankton in mariene ecosystemen beschrijven.

II. Het fytoplankton.

Het fytoplankton heeft dezelfde rol als planten overal op aarde: het is verantwoordelijk voor de primaire productie, d.i. de opbouw van organisch materiaal vanaf anorganisch materiaal. Op basis van hun structuur en samenstelling worden fytoplanktonorganismen onderverdeeld in flagellaten, diatomeeën en dinoflagellaten. Fig. 1 toont verschillende soorten die algemeen voorkomen in onze zeeën.

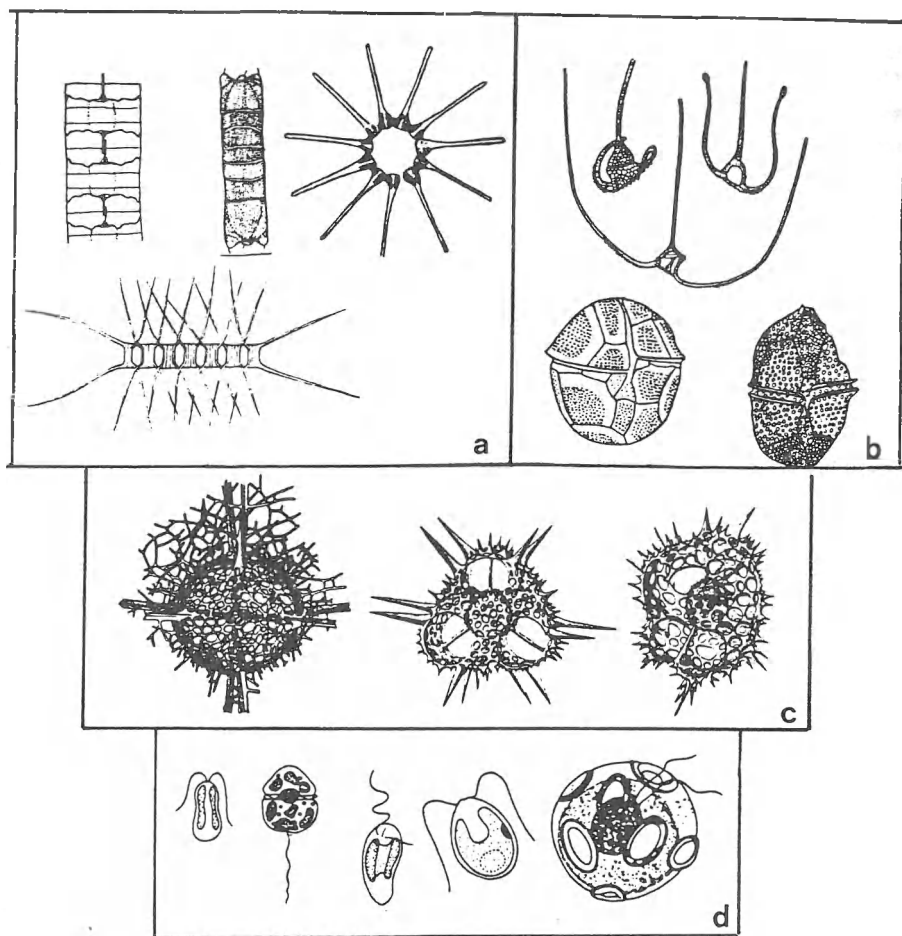


Fig. 1. De belangrijkste taxa fytoplankton: a) diatomeeën, b) dinoflagellaten, c) radiolaria (warmwater organismen), d) flagellaten.

Seizoenale evolutie van de fytoplanktonbiomassa in verschillende ecosystemen.

In het algemeen treedt er in de loop van de seizoenen een successie op van verschillende soorten. In de lente domineren grote diatomeeën, gevolgd door kleinere soorten, die op hun beurt gevolgd worden door flagellaten. Om de ecologische rol van het fytoplankton te beschrijven wordt vaak de biomassa bepaald. De meest gebruikte methodes om fytoplanktonbiomassa te kwantificeren zijn: 1) telling onder de microscoop van alle soorten die aanwezig zijn in een bepaald volume water (1 à enkele liters), of 2) door een meer algemene methode, de bepaling van het chlorofyl (het bladgroen aanwezig in alle planten) ook aanwezig in een bepaald volume water (1 à enkele liters). Fig. 2 toont de seizoenale evolutie aan van de fytoplanktonbiomassa in verschillende oceanen. Op dezelfde figuur zijn de andere belangrijke milieufactoren meegetekend, zoals temperatuur en de nutriënten.

Wat we onmiddellijk constateren is dat de seizoenale evolutie van de biomassa zeer sterk verschilt van oceaan tot oceaan. In gematigde klimaten observeert men 2 pieken of bloeien, in koude oceanen één enkele piek en in tropische regio's een reeks kleine pieken. In Arctica en Antarctica, waar extreme milieumomstandigheden heersen, wordt de groei van het fytoplankton voornamelijk door temperatuur en licht beïnvloed: de productie kan alleen maar gebeuren mits voldoende hoge temperatuur en licht, en dit treedt alleen op in de zomer. Tijdens de zomer is de productie in deze gebieden zeer hoog, dankzij heel grote hoeveelheden nutriënten aangevoerd door de stromingen.

In de gematigde streken doet zich in principe hetzelfde voor: zo gauw er voldoende licht is en de temperatuur geschikt is (ongeveer begin maart), begint het fytoplankton zijn ontwikkeling. Dankzij de grote hoeveelheden nutriënten die in de winter door stormen zijn opgewaarfeld tot aan het oppervlak, is de productie zeer hoog. Men spreekt hier van eutrofe zeeën. Na uitputting van deze nutriënten daalt de biomassa van het fytoplankton in de zomer. Gedurende deze periode is de heersende temperatuur gunstig voor de werking van bodembacteriën, die de nutriënten recyclen. Hierdoor wordt een tweede ontwikkeling van het fytoplankton in de herfst mogelijk.

In de tropen treden weinig seizoenale schommelingen op in licht en

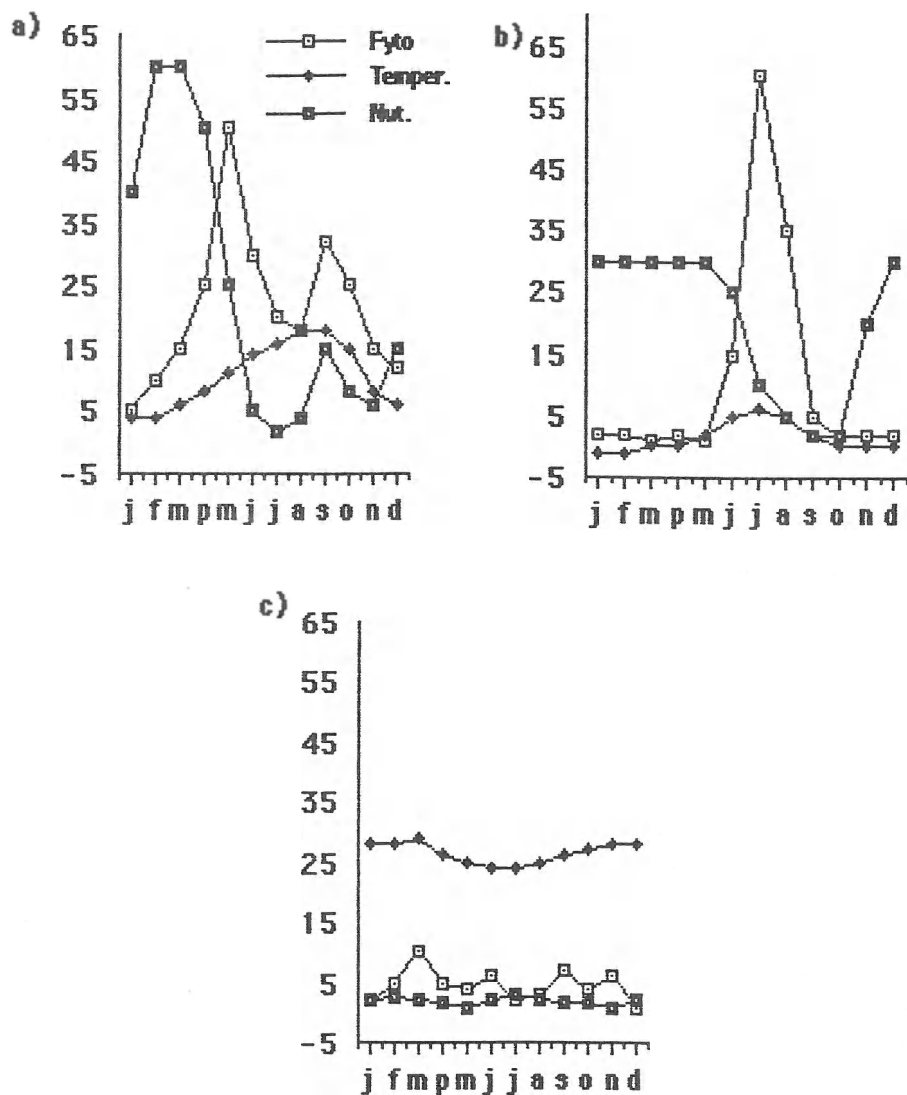


Fig. 2. Seizoensale evolutie van temperatuur, nutriënten en fytoplankton in a) gematigde, b) koude en c) tropische streken.

temperatuur. Het gevolg is dat het fytoplankton heel het jaar door een constante groei kent. Een beperkende factor in deze regio's is echter wel de nutriëntconcentratie: men spreekt hier van oligotrofe zeeën. Deze nutriëntbeperking is waarschijnlijk aan verschillende factoren, die we later zullen uiteenzetten, te wijten. Onder andere speelt hier de grote diepte die deze tropische zeeën op de meeste plaatsen hebben (een paar duizend meter) een rol. Hierdoor bereiken slechts kleine hoeveelheden van de nutriënten, die op de bodem gerecycleerd worden, de oppervlakte. Dit fenomeen doet zich trouwens ook voor in de Middellandse Zee. We moeten hier wel aan toevoegen dat er uitzonderingen zijn op deze situaties. In opwellings bijvoorbeeld wordt het water door gunstige stromingen van beneden naar boven meegevoerd, zodat ook de nutriënten de oppervlakte bereiken. Ook in kustgebieden worden, door de seizoensale moessons, grote hoeveelheden nutriënten van het land via de rivieren naar zee gevoerd.

Na deze algemene schets van de seizoenale evolutie van het fytoplankton, zullen we nu meer gedetailleerd ingaan op de afhankelijkheid van het fytoplankton t.o.v. de verschillende omgevingsfactoren: temperatuur, licht en nutriënten.

De primaire productie.

De primaire productie is de omzetting door fytoplankton van inorganisch koolstof en nutriënten tot organisch materiaal. Dit gebeurt door fotosynthese: koolstofdioxide wordt actief opgenomen uit het water, en hierbij wordt het zonlicht als energiebron gebruikt. De primaire productie wordt, zoals alle chemische reacties beïnvloed door de temperatuur. Het fytoplankton bouwt via deze primaire productie zijn eigen biomassa op en verkrijgt er de nodige energie uit om te voldoen aan zijn metabolische behoeften.

De primaire productie wordt gekwantificeerd in hoeveelheid opgenomen koolstof (C) per volume water per tijdeenheid (b.v.: mg C/m³/dag).

In wat volgt zullen we uiteenzetten hoe het licht, de concentratie aan nutriënten en de temperatuur de primaire productie beïnvloeden.

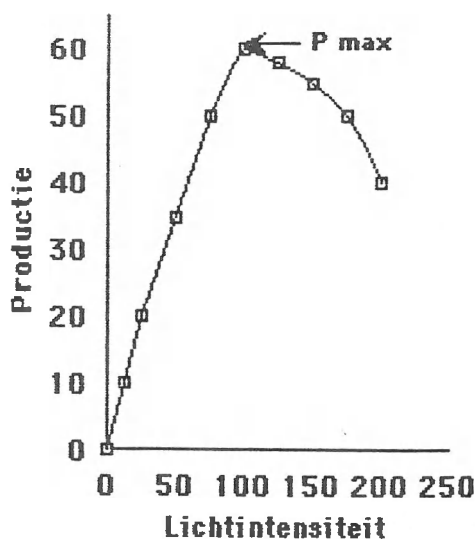


Fig. 3. De primaire productie (opname van koolstof door fytoplankton) in functie van de lichtintensiteit.

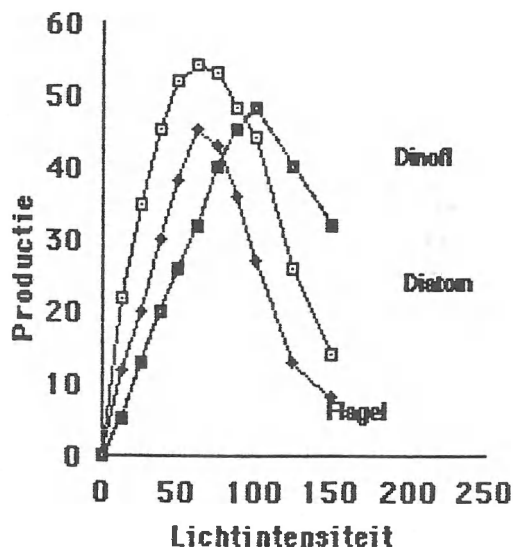


Fig. 4. De primaire productie van diatomeeën, groene flagellaten en dinoflagellaten in functie van de lichtintensiteit.

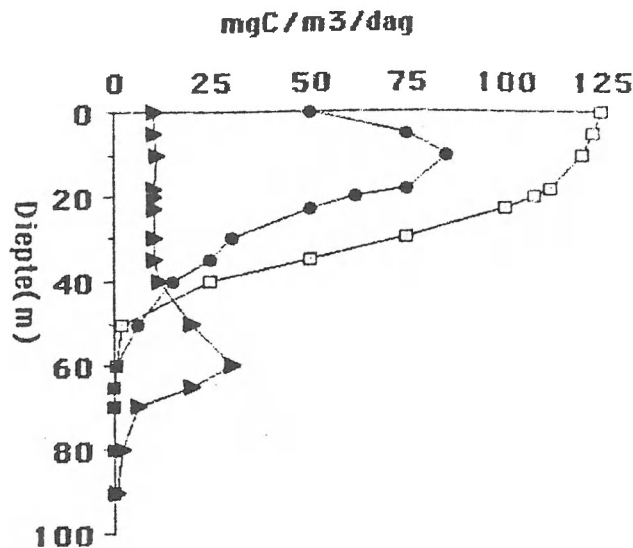


Fig. 5. Verschillende vertikale profielen van de primaire productie: (□) lente gematigd, (●) zomer gematigd, (▲) tropisch.

Het licht.

Fig. 3 toont hoe de primaire productie (verder kortweg productie genoemd) afhangt van de lichtintensiteit. De productie stijgt met stijgende lichtintensiteit tot aan een bepaald maximum waarna de productie daalt. Inderdaad, de lichtintensiteit kan inhiberend zijn. We zullen later zien dat dit inhibitieproces in sommige ecosystemen een belangrijke rol speelt.

Verschillende fytoplankton-soorten zijn, naargelang de omstandigheden waarin zij meestal voorkomen, aangepast aan de lichtintensiteit. Fig. 4 toont dat de productie-lichtcurve verschilt voor flagellaten, diatomeeën en dinoflagellaten. Diatomeeën b.v. groeien snel in lage lichtintensiteiten, en bereiken maximale productie bij lage lichtintensiteiten. Dinoflagellaten daarentegen groeien beter bij hoge lichtintensiteiten. Dit is de reden waarom diatomeeën in de seizoenale successie altijd vóór de dinoflagellaten komen. De lichtintensiteit beïnvloedt ook de verticale verspreiding van het fytoplankton, en de primaire productie over de waterkolom.

Fig. 5 toont een aantal situaties.

In gematigde klimaten vinden we in de lente maximale productie en biomassa aan de oppervlakte. Beide dalen met de diepte en bereiken nul-waarden aan ongeveer 50 m. Deze diepte wordt de eufotische diepte genoemd. In de zomer treedt aan de oppervlakte lichtinhibitie op, waardoor het maximum van de primaire productie naar ongeveer 10 m diepte verschuift.

In tropische oceanen en in de Middellandse Zee nemen we nog een andere situatie waar: het primaire productie-maximum ligt hier op 60 à 80 m diepte. Dit diepteprofiel wordt veroorzaakt doordat aan de oppervlakte lichtinhibitie optreedt en tevens, zoals eerder uitgelegd, de nutriëntconcentraties er zeer gering zijn.

Nutriënten.

Nutriënten zijn minerale zouten die elementen bevatten die onmisbaar zijn voor de opbouw van organisch materiaal. De belangrijkste elementen die alle fytoplanktonsoorten nodig hebben zijn stikstof (in het water aanwezig onder de vorm van nitraten, nitriten en ammoniak) en fosfor (in het water aanwezig als fosfaten). Het element silicium (in het water aanwezig in silicaatvorm) is on-

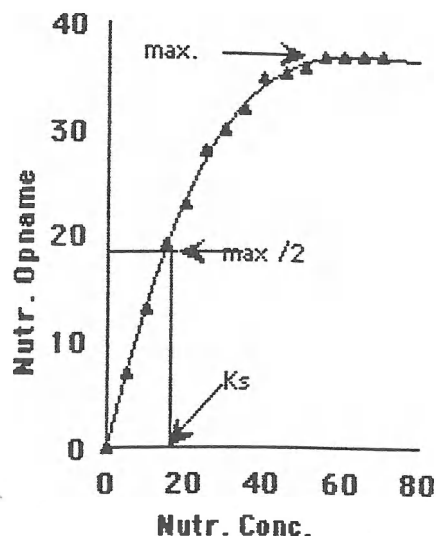


Fig. 6. Opname van nutriënten door fytoplankton in functie van de nutriëntenconcentratie. K_s is de concentratie aan dewelke de helft ($\max/2$) van de maximale opname wordt bereikt.

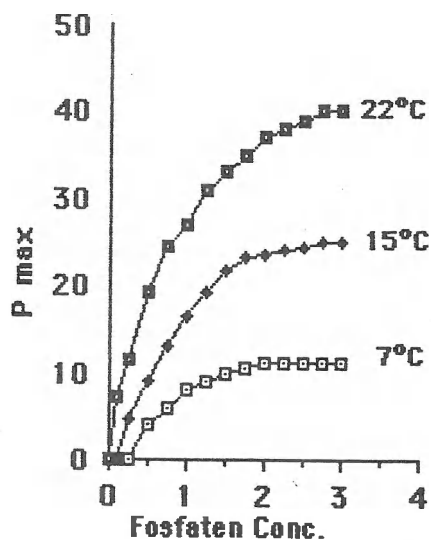


Fig. 7. Maximale productie in functie van de nutriëntenconcentratie voor verschillende temperaturen.

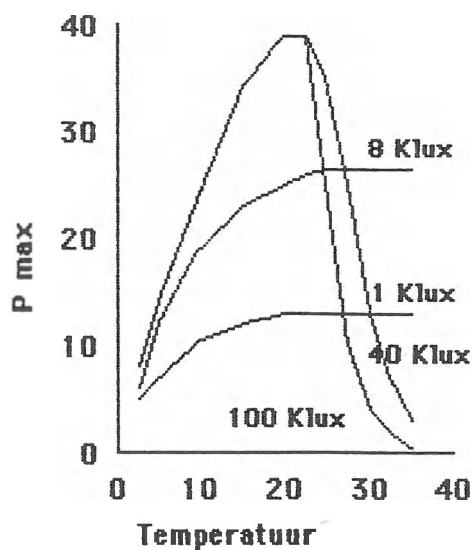


Fig. 8. Maximale productie in functie van de temperatuur voor verschillende lichtintensiteiten.

misbaar voor diatomeeën, die hiermee hun kiezelskelet opbouwen. Fig. 6 toont dat de opname van nutriënten door fytoplankton in functie van de concentratie aan nutriënten geschiedt volgens een bepaalde curve, die werd beschreven door MICHAELIS en MENTEN. De opname stijgt met de nutriëntconcentratie tot aan een plateau, een saturatiewaarde. Men kenmerkt de affiniteit van een fytoplankton-soort voor een nutriënt door de K_s -waarde, die de concentratie aan een bepaald nutriënt voorstelt, waarbij de helft van de saturatie ($\text{max.}/2$) wordt bereikt.

De K_s -waarden voor tropische soorten zijn in het algemeen veel lager dan voor gematigde soorten. Als voorbeeld, de K_s van tropische soorten voor respectievelijk ammoniak en nitraten is 0,55 en 0,02, die van Noordzee-soorten 1,30 en 4,21. Met andere woorden, de oligotrofe soorten vertonen een veel grotere affiniteit voor nutriënten dan eutrofe soorten, wat een adaptatie weerspiegelt aan het milieu.

Temperatuur heeft uiteraard een belangrijke invloed op de primaire productie, net als op alle biologische processen. Op fig. 7 hebben we aangetoond hoe de maximale productie (P_{max} op fig. 3) verloopt in functie van de nutriëntconcentratie (hier de fosfaten) bij verschillende temperaturen. De P_{max} stijgt met stijgende temperaturen en nutriëntconcentraties, wel met een zekere saturatie. Maar de temperatuur kan ook niet oneindig stijgen, want elke soort heeft een minimale maar ook een maximale tolerantie, zoals getoond wordt op fig. 8. Daar is de P_{max} afgebeeld in functie van stijgende temperaturen en lichtintensiteiten; men kan constateren dat boven 25°C en boven 10 Klux er een aanzienlijke daling van de maximale productie plaatsvindt. Dit zijn precies de omstandigheden die vaak in tropische oceanen aangetroffen worden. Als conclusie van dit hoofdstuk over fytoplankton, kunnen we een paar stellingen over de eutrofie van koude, gematigde zeeën tegenover de oligotrofie van warme, tropische oceanen naar voor brengen. De koude, gematigde zeeën zijn in het algemeen ondiep (een paar 100 m), en er heersen stormen in de winter die de nutriënten naar de oppervlakte aanvoeren. Zij zijn omringd door tal van geïndustrialiseerde landen, waar grote rivieren enorme hoeveelheden nutriënten (samen met pollutanten!) aanvoeren naar zee. Dit heeft als gevolg dat de omstandigheden, voor fytoplankton ontwikkeling, gunstig zijn in de lente. Wel moeten we hieraan toevoegen dat

die (te) hoge hoeveelheden nutriënten problemen stellen in sommige kustgebieden, zoals bijvoorbeeld de kusten van Europa. Hier neemt sinds een 20-tal jaren de eutrofiëring toe. Een gevolg hiervan is dat na de diatomeeënbloei, wanneer de silicaten uitgeput zijn, één soort fytoplankton, met name *Phaeocystis globosa*, alle andere overmeestert. Deze bloei veroorzaakt toestanden die vergelijkbaar zijn met wat gebeurt in zoetwatermeren: in de zomer treedt op sommige plaatsen een zuurstofgebrek op.

De meeste tropische oceanen daarentegen zijn zeer diep en behalve in kustgebieden rond de evenaar worden de nutriënten er slechts in kleine hoeveelheden naar de oppervlakte gebracht door stromingen of stormen. Dit, in combinatie met vaak zeer ongunstige hoge temperaturen en lichtintensiteiten, heeft als gevolg dat de productie en de biomassa van het fytoplankton in tropische oceanen zeer gering zijn. We kunnen in feite stellen dat de meeste tropische oceanen woestijnen zijn.

III. Het zoöplankton.

De rol van het zoöplankton is, in de meeste ecosystemen, deze van een tussenschakel. In het algemeen voedt het zoöplankton zich met fytoplankton en is zelf de prooi van grotere organismen zoals vislarven en vissen. Dit is zo in de meeste koude en gematigde zeeën, maar de toestand is veel complexer in warme zeeën, waar binnen het zoöplankton een voedselnet heerst.

Op fig. 9 tonen we de meest voorkomende soorten van het zoöplankton. Het zoöplankton wordt, voor wat betreft aantal organismen en biomassa door de Crustacea gedomineerd: de Euphausiacea in koude zeeën, de Copepoda in alle andere zeeën. Cladocera zijn vertegenwoordigd door een groot aantal dieren in sommige seizoenen. We zullen in de volgende paragrafen, op dezelfde wijze als voor het fytoplankton, de rol van het zoöplankton in verschillende ecosystemen uiteenzetten.

De seizoenale evolutie van de biomassa.

De biomassa van het zoöplankton volgt, in de loop van de sei-

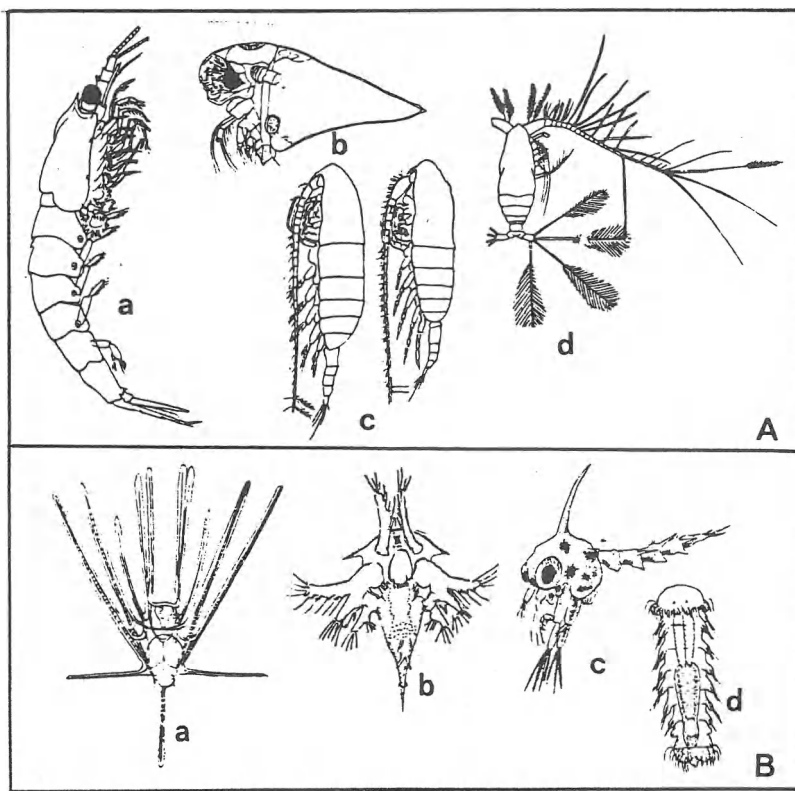


Fig. 9. De belangrijkste taxa van het zoöplankton:

- A. Holoplankton met a) Euphausiacea, b) Cladocera, c) Copepoda, d) Copepoda (tropisch).
- B. Meroplanktonische larven van a) Echinodermata, b) Cirripedia, c) Decapoda, d) Polychaeta.

zoenen, zeer precies de biomassa van het fytoplankton, met een zekere decalage in de tijd. Om dit te illustreren tonen we op fig. 10 enkel de situatie van de gematigde streken.

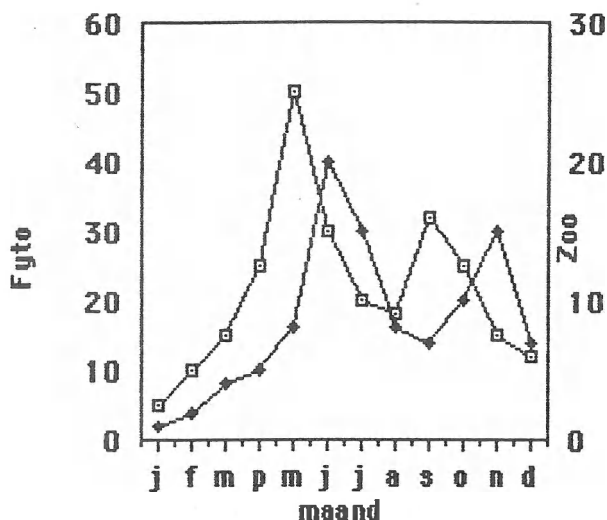


Fig. 10. Seizoensale evolutie van de biomassa's van fyto- (□) en zoöplankton (◆) in gematigde streken.

De interpretatie van deze figuur is als volgt: zodra er genoeg voedsel aanwezig is, versnelt de ontwikkeling van het zoöplankton. Dit voedt zich dan hoofdzakelijk met fytoplankton. Op zeker ogenblik, door de beperking aan nutriënten, ondergaat de groei van het fytoplankton aanzienlijke vertraging, tegelijkertijd met een hoge graasdruk vanwege het zoöplankton. Het fytoplankton verdwijnt dan bijna volledig. Door de beperking aan voedsel vertraagt dan ook de ontwikkeling van het zoöplankton, zodat even later zeer lage biomassa's worden aangetroffen. In de zomer worden, zoals we uiteengelegd hebben, de nutriënten gerecycleerd, wat aanleiding geeft tot een tweede fytoplanktonbloei in de herfst. Deze wordt op zijn beurt gevolgd door een tweede piek van zoöplanktonbiomassa. Dit is een zeer klassieke interpretatie van de waarnemingen, die in feite niet opgaat voor ondiepe zeeën en kustgebieden. De relaties tussen het fyto- en zoöplankton kunnen zeer verschillend zijn

in de verschillende ecosystemen.

De verticale distributie van het zoöplankton.

Om de rol van het zoöplankton in ecosystemen te begrijpen, moeten we rekening houden met een zeer specifiek gedragspatroon van deze organismen: het zoöplankton voert elke dag verticale migraties uit. Het is namelijk zo dat het zoöplankton, hoofdzakelijk 's nachts actief is. Overdag verblijven bijna alle soorten in diepere waterlagen. Vanaf ongeveer zonsondergang beginnen ze actief naar de oppervlaktelagen te zwemmen. Hier verblijven ze een paar uur en voeden zich ondertussen. Vanaf zonsopgang, maar het kan ervoor al gebeuren, treedt de beweging naar beneden op. Deze gebeurt passief: de dieren laten zich zakken. De interpretatie van dit gedrag is als volgt: de fytoplanktonbiomassa is maximaal in de oppervlaktelagen bij valavond, na een hele dag productie. Dus heeft het zoöplankton het voordeel zich daar en dan maximaal te kunnen voeden. Het verblijf in diepere lagen overdag biedt het voordeel, dat de temperatuur daar lager is, wat het metabolisme van de dieren vertraagt. Dus verbruiken ze minder energie overdag. Onderzoekers hebben kunnen berekenen dat dit gedrag veel minder energieverbruik met zich meebrengt dan wanneer de dieren zich een hele dag aan de oppervlakte zouden voeden. Dan zouden ze immers ook een hele dag moeten zwemmen om het zinken tegen te gaan. Er is wel een verschil in gedrag tussen de verschillende soorten, de verschillende ontwikkelingsstadia: de ene soort start zijn opwaartse beweging net bij zonsondergang, de andere 1 of 2 uur later. Practisch alle soorten echter vertonen dit gedrag, zelfs in zeer ondiepe gebieden. In de spuikom van Oostende, met een diepte van slechts 1,5 m voert het zoöplankton sterk uitgesproken verticale migraties uit. De amplitude van de migraties kan ook variëren met de seizoenen. De jonge stadia leggen in het algemeen kortere afstanden af dan adulte dieren.

De voeding van het zoöplankton.

Veel is gekend over de voeding van Copepoda omdat ze veruit

de meest dominante organismen zijn in het zoöplankton. Fig. 11 toont een schema van de waterstroming die een copepode veroorzaakt met zijn kopaanhangsels. Op dezelfde figuur zijn de mond-aanhangsels getekend: de mandibel en de eerste maxille, die een rol spelen in het verzamelen en het kauwen van partikels. Men heeft lang gedacht dat de maxillen een gewone zeef waren, die de partikels passief doorlaat of tegenhoudt naargelang hun afmeting. Amerikaanse onderzoekers hebben, dankzij de snelcinematografie, kunnen aantonen dat Copepoda actief proeven en voelen zodanig dat sommige partikels worden tegengehouden en andere worden teruggevoerd. Meer en meer resultaten omtrent de voeding van Copepoda wijzen in de richting van een actieve selectie van het voedsel. In het algemeen verkiest het zoöplankton het fytoplankton boven andere partikels die in het water gesuspenderd zijn. Binnen het fytoplankton verkiezen copepoden meestal grote diatomeeën boven kleinere soorten. Zelfs in een estuarium zoals de Schelde, waar een enorm aantal partikels van alle mogelijke aard rondzweven, verkiezen de copepoden het fytoplankton.

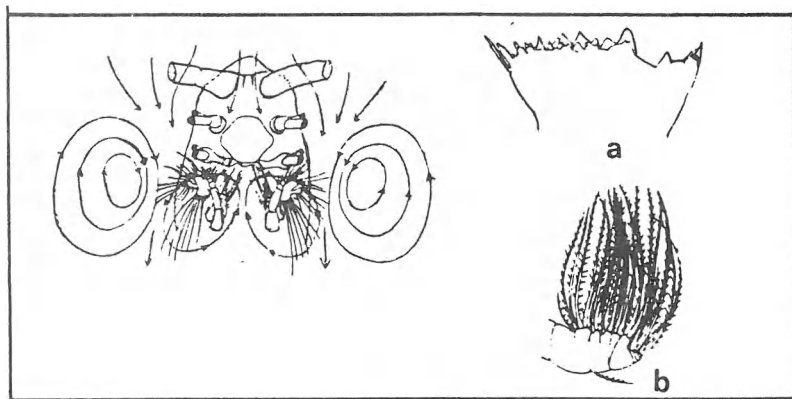


Fig. 11. Strooming veroorzaakt door de kopdelen van de copepode met a) de mandibel en b) de eerste maxille.

In fig. 12 tonen we hoe de voeding van een copepode afhangt van de fytoplanktonconcentratie. Opnieuw zien we dezelfde wetmatigheid die in veel biologische systemen voorkomt: een stijging van de opname in functie van de concentratie. Deze stijging gebeurt

bij de lage concentraties, maar bij de hoge concentraties treedt een saturatie of plateau op. De voedselopname is op deze figuur uitgedrukt per uur, zodat het verschil tussen dag en nacht zichtbaar is. Dit illustreert weer de nachtactiviteit van de copepoden.

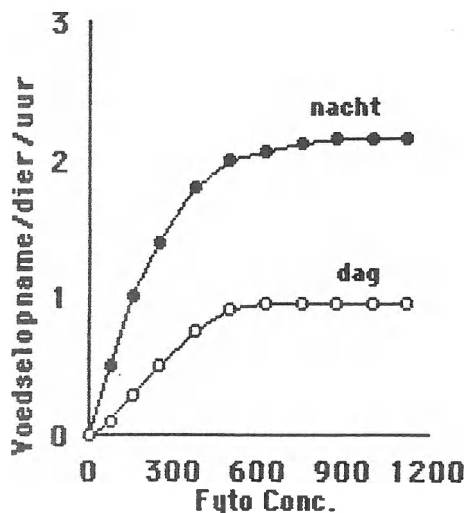


Fig. 12. Voedselopname van een copepode per uur, overdag en 's nachts.

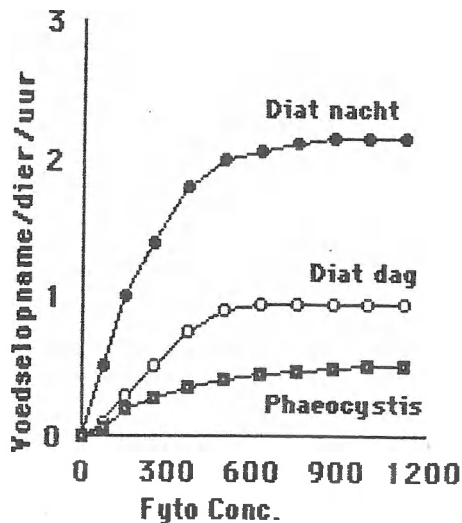


Fig. 13. Voedselopname van *Temora* op *Phaeocystis* vergeleken met de voedselopname op diatomeeën.

We zullen nu in detail het voedingsgedrag van één bepaalde soort, namelijk *Temora longicornis*, nagaan. Deze soort domineert het zoöplankton aan de Noordzeekusten tijdens de fytoplankton-lentebloei. We hebben al gemeld dat, sinds een 20-tal jaar, het fytoplankton in de maand mei en juni, juist na de diatomeeënbloei, wordt gedomineerd door één soort, met name *Phaeocystis globosa*. Deze soort komt in verschillende vormen voor: eerst als kleine flagellaten, dan in de vorm van kleine kolonies, en uiteindelijk in zeer grote kolonies, die omringd zijn door een muceuze omslag. Het zijn die muceuze omslagen die in de maand mei met het blote

oog op zee zichtbaar zijn, en die het schuim veroorzaken dat men later op vele stranden vindt. We hebben de voeding van *Temora* gemeten tijdens de hele periode van ontwikkeling van de Diatomeeën en *Phaeocystis*; de resultaten zijn te vinden in fig. 13. Niet alleen is de voedselopname op *Phaeocystis* veel lager dan op de diatomeeën maar ook verdwijnt het dag-nacht ritme in de voeding helemaal wanneer *Temora* zich op *Phaeocystis* voedt. Dit is typisch een verschijnsel voor een dier dat in slechte omstandigheden leeft. Niet alleen is het voedsel ongunstig, en waarschijnlijk is dit te wijten aan de grote hoeveelheid mucus rond de cellen, maar ook worden de dieren verplicht om zich zowel overdag als 's nachts te voeden. Dit betekent natuurlijk een verspilling van energie die gevolgen zal hebben op de eiproduktie.

De temperatuur-afhankelijkheid.

Het is namelijk zo, dat het energieverbruik ook afhangt van de temperatuur. Een middel om dit te meten is de respiratie. In fig. 14 wordt dit geïllustreerd voor verschillende oceanen.

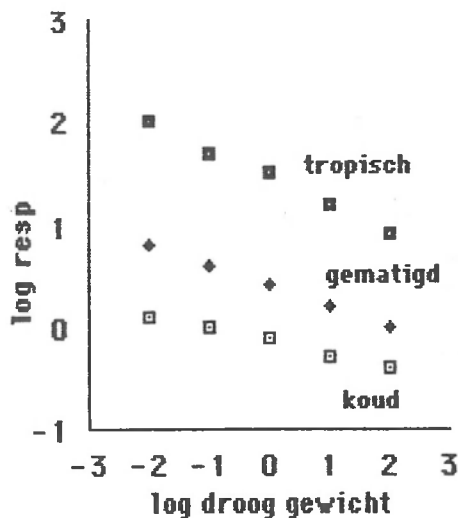


Fig. 14. De relatie tussen de respiratie en het drooggewicht van het zoöplankton, beide in log uitgedrukt.

We zien in deze figuur dat, hoe kleiner het organisme hoe hoger zijn energieverbruik per eenheid gewicht is. Het energieverbruik neemt ook toe met de temperatuur. Met andere woorden, dieren van ongeveer hetzelfde gewicht verbruiken meer energie in de tropen dan in Antarctica, en dit is hoofdzakelijk te wijten aan de temperatuur.

De temperatuur beïnvloedt ook de grootte van de organismen: er bestaat een omgekeerd evenredige relatie tussen de grootte of het gewicht, en de temperatuur. Dezelfde soort weegt bijvoorbeeld 20 μg /dier in de lente, maar slechts 10 μg /dier in juni. Een direct gevolg hiervan is het aantal eieren geproduceerd per wijfje. Een wijfje van 20 μg kan ongeveer 100 eieren produceren, maar een wijfje van 10 μg kan maar 10 à 20 eieren produceren.

De temperatuur speelt een derde belangrijke rol, namelijk in het ontluiken van de eieren. Dit is zeer strikt soortgebonden, vooral voor wat betreft de minimaal vereiste temperatuur: de eieren van *Temora* ontluiken vanaf 6° C, de eieren van *Pseudocalanus* vanaf 8° C. Het is ook zo dat *Temora* altijd vóór *Pseudocalanus* voorkomt in de seizoenale successie van de soorten.

Tenslotte heeft de temperatuur ook een belangrijke invloed op de levensduur van de organismen: een copepode leeft van ei tot adult 150 dagen bij 0° C, 40 dagen bij 10° C, 20 dagen bij 15° C, 12 dagen bij 20° C, en 8 dagen bij 25° C. Dit speelt dus een rol bij de verschillende successieve generaties van eenzelfde soort. In een gematigd klimaat wordt, naarmate de temperatuur stijgt, een soort kleiner, leeft korter, produceert minder eieren, en verbruikt steeds meer energie. In een tropisch klimaat verbruiken de organismen heel het jaar door relatief meer energie, ze zijn er in het algemeen kleiner zonder veel seizoenale verschillen, en vinden er relatief minder voedsel (zie hoofdstuk fytoplankton). In koude streken tenslotte verbruikt het zoöplankton minder energie, de dieren zijn er zeer groot, en vinden gedurende een korte periode aanzienlijke hoeveelheden voedsel.

IV. Conclusie.

Als conclusie schetsen we de rol van het plankton in de ver-

schillende oceanen. In koude streken, waar de belangrijkste omgevingsfactoren de temperatuur en het licht zijn, is er slechts één enkele productieperiode: de zomer. Het fytoplankton kent, dankzij gunstige stromingen die nutriënten naar de oppervlakte aanvoeren, een zeer hoge productie. De weinige zoöplanktonsoorten die er voorkomen zijn zeer groot (Euphausiacea en Copepoda). Zij voeden zich met het fytoplankton tot dit uitgeput is. In deze noordelijke streken komen de grote baardwalvissen voor die zich op hun beurt voeden met het "krill".

In gematigde streken onderscheiden we twee gebieden: de oceanische en de kustgebieden. In oceanische gebieden is de lentebloei van het fytoplankton, dankzij de grote hoeveelheid aanwezige nutriënten, sterk uitgesproken. In het algemeen wordt deze vertegenwoordigd door maximum 5-6 dominante soorten. Het zoöplankton, ook gedomineerd door een vijftal soorten, voedt zich volledig met het fytoplankton tot dit uitgeput is. Hieruit resulteert een aanzienlijke zoöplankton-productie. Vanwege deze grote hoeveelheden zoöplankton, die voedsel zijn voor vislarven en jonge vissen, vertegenwoordigen deze regio's ook zeer rijke visgronden. In de zomer worden de biomassa's van fyto- en zoöplankton herleid tot een minimum. Voor wat het fytoplankton betreft is dit te wijten aan de uitputting van de nutriënten en de graasactiviteit van het zoöplankton. Voor het zoöplankton aan het hieruit voortvloeiend gebrek aan voedsel. Na een periode van mineralisatie van het organisch materiaal door de bodembacteriën, komen er terug nutriënten in het water en grijpt een tweede fytoplanktonbloei plaats, gevolgd door een zoöplankton-piek in de herfst. In kustgebieden is de situatie totaal anders: door de extreem hoge hoeveelheden nutriënten aangevoerd door de rivieren leiden de meeste kusten van Europa en Noord-Amerika aan eutrofiëring. Dit wil zeggen dat in veel gevallen de diatomeënbloei wordt overmeesterd door slechts één enkele soort flagellaat, die zich zeer snel kan ontwikkelen, en die weinig door het zoöplankton gegeten wordt. Ofwel is het een ongeschikte soort zoals het geval is voor *Phaeocystis globosa*, ofwel is de ontwikkelingssnelheid van het fytoplankton zo hoog dat het zoöplankton gewoon niet kan volgen. Dit heeft als gevolg dat enorme hoeveelheden fytoplankton gewoon afsterven en dat dit organisch materiaal een voedingsbodem voor bacteriën wordt. Deze

veroorzaken dan, door hun toenemende activiteit, zuurstofarme waters.

In de tropen moeten we ook een onderscheid maken tussen kust en oceaan. In de oceaan hebben de beperkte hoeveelheden nutriënten in de oppervlaktelagen, in combinatie met vaak te hoge temperaturen en lichtintensiteiten, voor gevolg dat de primaire productie zeer gering is. Door de zeer stabiele en constante milieuomstandigheden neemt men in deze regio's een zeer grote diversiteit aan soorten waar, gepaard gaand met lage biomassa's. Het zoöplankton vertoont eveneens een zeer grote diversiteit aan soorten, maar tevens een lage totale biomassa door de heersende voedselbeperking. Dit heeft ook voor gevolg dat ingewikkelde voedselrelaties ontstaan binnen het zoöplankton, met veel carnivore soorten die op verschillende andere soorten predateren. Dikwijls treedt ook cannibalisme op. Kustgebieden kunnen, dankzij de aanvoer van nutriënten via het land en de rivieren tijdens de moessons, plaatselijk zeer rijk zijn. In deze gebieden vertegenwoordigt niet enkel het fytoplankton, maar ook de bodemflora een belangrijke voedselbron. Deze gebieden worden trouwens meer en meer gebruikt voor aquacultuur. Daar, inderdaad, zijn de aangevoerde hoeveelheden nutriënten nog "natuurlijk", en stelt het probleem van eutrofiëring zich in mindere mate dan aan de Europese kusten.

Vrije Universiteit Brussel
Laboratorium voor Ecologie en Systematiek
Pleinlaan, 2
1050 Brussel